ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 26, 5, 1992

УДК 576.893

© 1992

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГЕТЕРОКСЕННОСТИ У SPOROZOA

М.В.Крылов

На основании данных по ультратонкой структуре обсуждается гипотеза о происхождении Sporozoa от предков Spiromonadida. В типе Sporozoa четко выделяются три большие группы организмов: Perkinsemorpha, Gregarinomorpha и Coccidiomorpha. Эволюционно продвинутые Coccidiomorpha не происходят прямо от Gregarinomorpha. Gregarinomorpha и Coccidiomorpha имеют общих предков — протоспиромоносов. Гетероксенность распространена в большей степени среди Coccidiomorpha. Становление гетероксенности у разных групп Coccidiomorpha проходило по-разному и в разное время. У *Cystoisospora*, *Toxoplasma*, *Aggregata*, *Atoxoplasma*, *Schellackia* первичные — дефинитивные хозяева; у *Sarcocystis*, *Karyolysus*, *Haemogregarina*, *Hepatozoon*, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Akiba*, *Babesiosoma*, *Theileria*, *Babesia* первичные — промежуточные хозяева.

Прежде чем приступить к анализу проблемы гетероксенности[1] необходимо хотя бы кратко, в общих чертах рассмотреть филогенетические взаимоотношения между основными группами споровиков.

Организмы, объединяемые в тип Sporozoa, характеризуются только им присущим планом строения: 1 — пелликула у расселяющихся стадий состоит из плазматической мембраны и внутреннего мембранного комплекса; 2 — плазматическая мембрана и внутренний мембранный комплекс формируют микропору (ы); 3 — на апикальном и в ряде случаев на дистальном полюсах имеются полярные кольца; 4 — под пелликулой от апикального полярного кольца к дистальному полюсу идут субпелликулярные микротрубочки; 5 — на апикальном полюсе локализуется коноид (у части споровиков редуцирован); 6 — на апикальном и в ряде случаев на дистальном полюсах расположены роптрии и микронемы (последние у части утеряны), митохондриальные кристы (если митохондрии имеются) трубчатые.

У всех представителей типа Sporozoa, за некоторым исключением, микрогаметы имют один или более жгутиков. Жгутик сформировался на ранних этапах эволюции эукариот, поэтому можно предположить, что предки споровиков имели жгутики. Хорошее подтверждение этой мысли было получено сначала Перкинсом (Perkins, 1976), обнаружившим общий со Sporozoa план строения у *Perkinsus* (= *Dermocystidium*) *marinum* — паразита устриц *Crassostrea virginica*, затем Бружеролем и Меньо (Brugerolle, Mignot, 1979) при изучении ультраструктуры *Spiromonas perforans*, питающегося на криптомонаде *Chilomonas paramecium*, Фойснерами (Foissner, Foissner, 1984), исследовавшими организацию хищных жгутиконосцев *S. gonderi*, нападающих на цилиофор *Colpoda* и «высасывающих» их содержимое, Крыловым, Мыльниковым (1986), обнаружившими сходный со Sporozoa план строения у хищного вида *S.angusta*, и Мыльниковым (1991), описавшим ультраструктуру хищных Spiromonadidae — *S. edax* и *Dinomonas vorax*[2].

---

[1] Гетероксенность — наличие двух или более хозяев в жизненном цикле.

Наличие общего плана строения у спиромоносов и споровиков послужило основанием для включения спиромоносов в тип Sporozoa в ранге подкласса Spiromonadomorphina Krylov, Mylnikov, 1986. Таким образом, была постулирована филогенетическая связь споровиков с конкретной группой хищных жгутиконосцев Spiromonadida.

Можно предположить, что предки спиромоносов, попадая с водой и пищей в организм многоклеточых животных, атаковали клетки их пищеварительного тракта, а затем возникла все более и более глубокая адаптация паразитов к организму хозяина, что завершилось переходом в внутритканевому, внтриклеточному и кровепаразитизму.

Макросистема типа Sporozoa представляется в настоящее время в следующем виде:

Тип Sporozoa Leuckart, 1879.

Все виды либо хищники, либо паразиты; имеют общий план строения: пелликулу, состоящую у расселительных стадий из плазматической мембраны и внутреннего мембранного комплекса, микропору (ы), субпелликулярные трубочки, полярные кольца, коноид (у части редуцирован), роптрии и микронемы (у части редуцированы), митохондрианальные кристы (если митохондрии имеются) трубчатые.

Класс 1. Perkinsemorpha Levine, 1978.

Свободноживущие хищники или паразиты, имеющие в жизненном цикле вегетативные двухжгутиковые стадии развития.

Подкласс 1. Spiromonadidomorphina Krylov, Mylnikov, 1986.

Свободноживущие хищники; вегетативные стадии имеют два жгутика.

Отряд 1. Spiromonadida Krylov, Mylnikov, 1986.

Характеристика подкласса.

Подкласс 2. Perkinsemorphina Levine, 1978.

Все виды паразиты; зооспоры (спорозоиты?) имеют два жгутика, гомоксенны.

Отряд 1. Perkinsida Levine, 1978.

Характеристика подкласса.

Класс 2. Gregarinomorpha Dufour, 1828.

Паразиты беспозвоночных и низших хордовых; гаметогенез протекает сходно у обоих полов, формируется равное число гамет, обычна изогамия или слегка выраженная анизогамия, реже оогамия, мужские и женские гамонты объединяются в сизигий, образуется гамонтоциста; обычно гомоксенны.

Отряд 1. Archigregarinida Grassé, 1953.

Паразиты полихет, сипункулид, полухордовых и асцидий; зрелые трофозоиты сохраняют план строения расселительных стадий (спорозоитов); пелликула лишена эпицитарных гребней и выростов, подстилается продольными субпелликулярными микротрубочками; имеется хорошо развитый мукрональный аппарат.

Отряд 2. Eugregarinida Doflein, 1901.

Паразиты кольчатых червей и членистоногих; отдельные виды встречаются в других беспозвоночных и низших хордовых; мерогония отсутствует; мукрональный комплекс упрощен или заменяется эпимеритом, пелликула несет эпицитарные гребни или выросты; субпелликулярные продольные микротрубочки, как правило, отсутствуют.

Отряд 3. Neogregarinida Grassé, 1953.

---

[2] Одни авторы (Brugerolle, Mignot, 1979) сближают спиромоносов с динофлагеллятами, другие (Foissner, Foissner, 1984) относят их к зоофлагеллятам. Впервые гипотезу о филогенетической близости Spiromonadida и Sporozoa высказали Крылов и Добровольский (1980), затем она была подтверждена работами по изучению ультраструктуры трех видов спиромоносов (Крылов, Мыльников, 1986; Мыльников, 1991).

Паразиты насекомых; имеются мерогония и упрощенный мукрональный комплекс.

Класс 3. Coccidiomorpha Doflein, 1901.

Паразиты беспозвоночных и позвоночных; гаметогенез обычно протекает в разных клетках и по-разному у мужских и женских гамонтов; один макрогамонт формирует одну макрогамету, один микрогамонт образует несколько (много) микрогамет; характерна оогамия; сизигий и гамонтоцисты отсутствуют; гомоксенны и гетероксенны.

Подкласс 1. Coccidiomorphina Doflein, 1901.

Коноид имеется.

Отряд 1. Agamococcidiida Levine, 1979.[3]

Мерогония и гаметогония отсутствуют; имеется спорогония.

Отряд 2. Protococcidia Kheisin, 1956.

Мерогония отсутствует; гамонты развиваются внеклеточно.

Отряд 3. Coccidiida Labbé, 1889.

Гаметогенез мужских и женских гамонтов протекает обычно в разных клетках; микрогамонт продуцирует много микрогамет; оокинета у части подвижна; ооциста у части изменяется в размерах.

Отряд 4. Adeleida Léger, 1911.

Гаметогенез мужских и женских особей и сингамия протекают в одной клетке; микрогамонт продуцирует несколько микрогамет; оокинета у части особей подвижна; ооциста у части изменяется в размерах.

Отряд 5. Haemosporidia Danilevsky, 1885.

Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; оокинета подвижна; ооциста изменяется в размере; коноид сохраняется только у оокинет.[4]

Подкласс 2. Piroplasmomorphina Levine, 1961.[5]

Гаметогенез протекает внеклеточно; микрогамонт продуцирует небольшое число микрогамет; оокинета подвижна; коноид, ооцисты и споры отсутствуют.

Отряд 1. Piroplasmida Wenyon, 1926.

Характеристика подкласса.

Анализ системы показывает, что в типе Sporozoa имеется три достаточно четко обособленные группы: Perkinsemorpha, Gregarinomorpha и Coccidiomorpha. Эволюционно продвинутые Coccidiomorpha, по-видимому, не происходят прямо от Gregarinomorpha. Gregarinomorpha и Coccidiomorpha имеют общих предков — протоспиромоносов (см.рисунок). Представители класса Gregarinomorpha в большинстве своем адаптировались к паразитированию у беспозвоночных, в то время как представители класса Coccidiomorpha, помимо беспозвоночных, заселили большие группы позвоночных, в том числе высших.

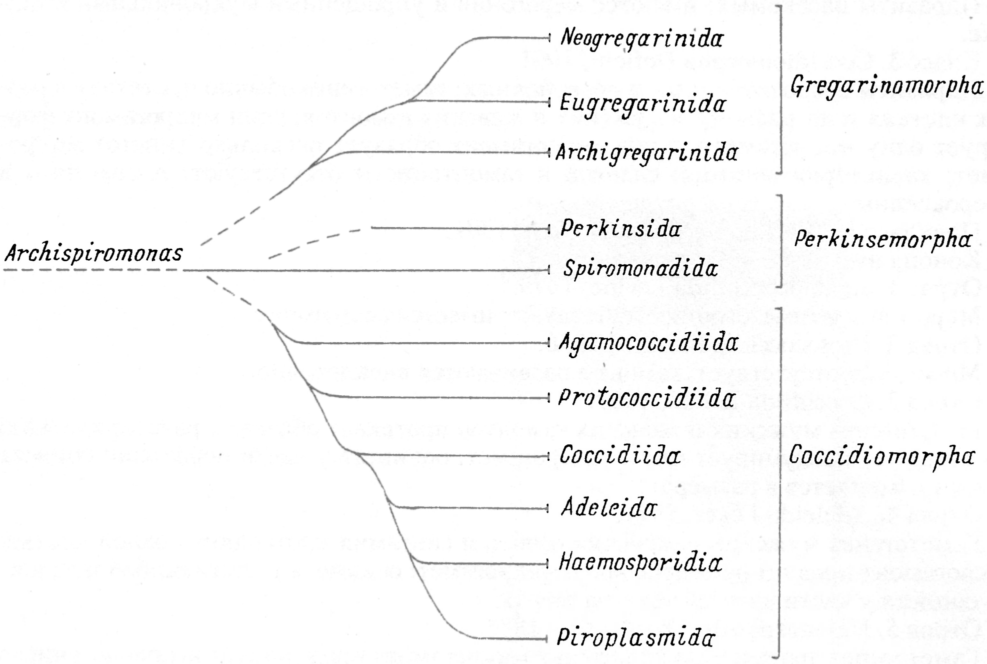
Гетероксенность свойственна в большей степени Coccidiomorpha, поэтому целесообразно рассмотреть происхождение этого явления на примере различных групп Coccidiomorpha. Это интересно еще и потому, что способность паразитировать в двух и более хозяевах у различных Coccidiomorpha, как мы попытаемся показать, формировалась разными путями и в разное время.

---

[3] Известны лишь три вида из рода *Rhytidocystis*, все паразитируют в полихетах, единственной сохранившейся стадией жизненного цикла является спорогония, трофозоит непосредственно превращается в ооцисту(?), в которой формируются споры со спорозоитами. У всех споровиков спорогония всегда представляет собой развитие зиготы и связана с восстановлением гаплоидного набора хромосом. Валидность этого отряда может быть подтверждена только тщательным изучением жизненного цикла *Rhytidocystis*.

[4] Патерсон и Диссер (Paterson, Desser, 1989) нашли коноид у оокинет гемоспоридий.

[5] По Вивье (Vivier, 1982) — класс Haematozoa; по Ливайну (Levine, 1988) — класс Aconoidasida; по Мельхорну (Mehlhorn, 1988) — подотряд Aconoidina.



Гипотетическая схема происхождения основных групп Sporozoa.

Hypothetic origin of the main Sporozoa groups.

По сходству и различию жизненных циклов гетероксенных Coccidiomorpha можно разделить на три группы (табл.1). В наших дальнейших рассуждениях о первичности хозяев главную роль будут играть различия между группами, связанные с наличием либо отсутствием в промежуточном и дефинитивном хозяевах гамогонии и мерогонии.

У паразитов I группы в промежуточных хозяевах не развиваются половые стадии, в то время как у паразитов II и III групп в промежуточных хзяевах формируются гамонты; у паразитов I группы в дефинитивных хозяевах протекает мерогония, у паразитов II и III групп она в дефинитивном хозяине отсутствует.

Рассмотрим материал подробнее. *Cystoisospora felis* завершает полный жизненный цикл в *Felis catus* (кошка), экспериментальные данные по способности спорозоитов сохраняться в мышах длительное время указывают лишь на возможный добавочный, немагистральный путь расселения паразита. Очевидно, что первичный хозяин *C. felis* — кошка. *Toxoplasma gondii*, так же как и *C. felis*, способна завершить полный жизненный цикл в кошачьих (сем. Felidae). Адаптация *T. gondii* к промежуточному хозяину более глубокая, чем у *C. felis*, тем не менее наиболее вероятно, что первичный хозяин *T. gondii* — дефинитивный хозяин — кошачьи. У *Aggregata eberthi* часть мерогонии, гаметогония и формирование ооцист протекают в дефинитивном хозяине *Sepia officinalis* (моллюск) и лишь часть мерогонии проходит в крабе *Portunus* sp. Трудно предположить, что краб — первичный хозяин *A. eberthi*, более вероятно, что первичный хозяин этого паразита — моллюск.

Наконец, *Schellackia bolivari*, у которой мерогония, гаметогония и спорогония протекают в дефинитивных хозяевах — ящерицах из родов *Acanthodactylus* и *Psamodromus*, — и только спорозоиты сохраняются в кровососущем клеще *Liponissus saurarorum*. Не вызывает сомнения, что первичные хозяева *Sch. bolivari* — ящерицы. Таким образом, мы видим, что у всех гетероксенных паразитов, относящихся к I

Таблица 1

Некоторые характеристики жизненных циклов Coccidiomorpha

Some characteristics of the life cycles of Coccidiomorpha

№ группы	Вид паразита	Хозяин								Способ передачи паразита	
		промежуточный				дефинитивный					
		М	Г$_1$	Г$_2$	С	М	Г$_1$	Г$_2$	О	А	И
I	*Cystoisospora felis*	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
	Toxoplasma gondii	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
	Aggregata eberthi	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
	Atoxoplasma adiei	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
	Schellackia bolivari	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
II	*Sarcocystis muris*	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-
	S. hirsuta	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-
	S. hircicanis	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-
III	*Karyolysus lacertae*	+	+	-	-	-	+	+	+	+	-
	Haemogregarina stepanovi	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Hepatozoon aegypti	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Plasmodium vivax	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Haemoproteus spp.	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Leucocytozoon simondi	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Akiba caulleryi	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Babesiosoma stableri	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Theileria annulata	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+
	Babesia bigemina	+	+	-	-	-	+	+	+	-	+

Примечание. М — мерогония; Г$_1$ — формирование макро- и микрогамонтов; Г$_2$ — формирование гамет; С — спорозоиты; О — формирование ооцист; А — алиментарный способ передачи паразита; И — инокулятивный способ передачи паразита; + стадия в жизненном цикле присутствует, - отсутствует.

группе, первичные — дефинитивные хозяева. Так ли дело обстоит с паразитами II группы? Паразиты II группы заражаются ооцистами либо спороцистами. А это обычный способ заражения для гомоксенных *Coccidiomorpha*. Далее в организме промежуточного хозяина развивается, как и обычно в гомоксенном хозяине, одна или несколько агамных генераций. Мерогония завершается формированием гамонтов. Но гамонты гетероксенных кокцидий в отличие от гомоксенных локализуются далеко за пределами кишечника (часто в мышечной и других тканях хозяина). Для того чтобы завершить обычный гомоксенный цикл, им необходимо вернуться в кишечник, но к этому времени в организме хозяина уже мобилизована иммунная система, от которой мерозоиты защищаются, выстраивая цисту или псевдоцисту. Выход из цисты означает гибель. Теперь остается единственный путь в кишечник — вместе с тканями хозяина. На «выручку» приходит хищник. В кишечнике хищника гамонты могут продолжить развитие, что и происходит. Образуются гаметы, осуществляется сингамия, и формируется ооциста. Таким путем из хозяина — жертвы в хозяина — хищника перемещается половой процесс, и хищник становится дефинитивным хозяином. Из этих рассуждений следует, что промежуточный хозяин является первичным для паразитов II группы. Косвенным доказательством этой гипотезы служит анализ числа видов саркоспоридий, паразитирующих в организме промежуточных и дефинитивных хозяев. Так, у *Sus scrofa domestica* (свинья) паразитируют 3 вида саркоспоридий, у *Bos taurus* (крупный рогатый скот) тоже 3 вида, у *Capra hircus* (коза) — 4 вида и у *Ovis aries* (овца) — 4 вида. У дефинитивного хозяина *Canis familiaris* (собака) описано 29 видов саркоспоридий, а у *Felis catus* (кошка) — 14 видов. Маловероятно предположение о том, что все эти многочисленные виды саркоспоридий сформировались в организме хищников, более правдоподобно предположение о том, что хищники «набрали» эти виды саркоспоридий от жертв.

Таблица 2

Становление кровепаразитизма у споровиков (по: Крылов, 1981)

Evolution of blood parasitism in Sporozoa (after Krylov, 1981)

Систематическое положение паразитов	Локализация в организме позвоночного хозяина		
	эпителий кишечника	клетки ретикулоэндотелиальной системы и других тканей	клетки крови
Babesia	-	-	+
Babesiosoma	-	-	+
Nicollia	-	-	+
Theileria	-	+	+
Plasmodium	-	+	+
Leucocytozoon	-	+	+
Haemoproteus	-	+	+
Schellackia	+	+	+
Eimeria stiedae	-	+	-
E. truncata	-	+	-
Toxoplasma	+	+	-
Sarcocystis	+	+	-
E. arloingi	+	+	-
E. acervulina	+	-	-

Примечание. + паразиты развиваются, - не развиваются.

Следовательно, первичные хозяева саркоспоридий промежуточные — жертвы, а не дефинитивные — хищники.

Паразиты III группы в отличие от паразитов II группы полностью оторвались от кишечника, заселив клетки крови. Проследим, как это могло произойти. На примере жизненных циклов кокцидий, гемоспоридий и пироплазмид можно детально проследить все стадии перехода от типичного кишечно-эпителиального образа жизни к кровепаразитизму (табл.2). Так, одни виды кокцидий сем.Eimeriidae (*Eimeria acervulina*, *E. maxima*, *E. mitis*, *E. mivati*, *E. brunetti*, *E. intestinalis*) являются типичными кишечно-эпителиальными паразитами, другие же заселяют и стенку кишечника, и органы, структурно или функционально связанные с кишечником. Например, шизонты *E. arloingi* обнаружены в эпителиальных клетках кишечника и в мезентериальных лимфатических узлах овец (Lotze e.a., 1964), кокцидия кролика *E. stiedae* паразитирует в печени, а кокцидия домашних гусей *E. truncata* — в почках. Благодаря работам на токсоплазмах (Siim e.a., 1969; Frenkel e.a., 1970a, 1970b; Hutchison e.a., 1970) и исследованиям на саркоспоридиях (Heydorn, Rommel, 1972) стало известно, что в жизненном цикле этих простейших имеются стадии, развивающиеся в стенке кишечника по «кокцидийному» типу, и стадии, заселяющие самые разнообразные органы и ткани своих хозяев, при этом кровяное русло часто используется как путь расселения тканевых стадий паразитов. Наконец, Догель (1947) на примере жизненного цикла *Schellackia bolivari* из ящериц *Acanthodactylus* и *Psammodromus* (Reichenow, 1919) показал типичный переход к кровепаразитизму. Бóльшая часть стадий жизненного цикла *Schellackia bolivari* развивается в стенке кишечника, и только спорозоиты внедряются в эритроциты. Вместе с кровью спорозоиты попадают в кишечник клеща *Liponissus saurarorum*, питающегося на ящерицах. Заражение ящериц осуществляется пассивно при поедании ими инвазированных спорозоитами клещей.

Пассивный способ передачи инвазии менее эффективен по сравнению с активной инокуляцией переносчиком инвазионных для позвоночного хозяина стадий паразитов, и поэтому последний должен получить наиболее широкое распространение. Однако активная трансмиссия паразитов возможна при условии проникновения их в слюнные железы переносчика. Способность к расселению в теле переносчика сохраняют лишь стадии, предшествующие формированию спорозоитов, например гаметоциты. Следовательно, возникновение активного способа передачи кровепаразитов должно сопровождаться перемещением процесса гамогонии в беспозвоночного хозяина. По мению Догеля (1947), этот путь циркуляции кровепаразитов в природе становится для наиболее продвинутых форм единственным.

Типичный пример активного участия беспозвоночного хозяина в переносе кровеспоровиков мы наблюдаем у *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* и *Plasmodium*, но и у этих паразитов, полностью оторвавшихся от кишечника позвоночного хозяина, еще остались стадии, развивающиеся либо в печени, либо в селезенке, либо в эндотелиальных клетках кровеносных сосудов. Характерно, что у тейлерий, так же как у гемоспоридий, в жизненном цикле присутствуют стадии преэритроцитарной шизогонии, развивающиеся в селезенке и лимфатических узлах, и стадии, паразитирующие в переносчике, похожие на половые формы споровиков (Schein, 1975; Schein e.a., 1975; Mehlhorn e.a., 1975; Mehlhorn, Schein, 1976; Mehlhorn, Schein, 1984; Mehlhorn, 1988).

Следующий шаг к типичному кровепаразитизму сделали представители родов *Babesia*, *Babesiosoma* : у них все стадии, паразитирующие в позвоночном хозяине, локализуются только в эритроцитах.

Гипотеза о переходе к кровепаразитизму у паразитов III группы однозначно указывает на то, что гетероксенность у этих споровиков сформировалась в результате включения в жизненный цикл беспозвоночных животных. После становления беспозвоночного дефинитивным хозяином расселение кровепаразитов могло осуществляться переносчиком. Возможно, в определенный период истории этот путь сыграл в расселении кровепаразитов немалую роль.

Первичные хозяева гетероксенных споровиков относятся к разным, далеко отстоящим в таксономическом отношении группам: моллюскам (Mollusca), костным рыбам (Osteichthyes), амфибиям (Amphibia), рептилиям (Reptilia), птицам (Aves) и млекопитающим (Mammalia). Этот факт позволяет предположить асинхронное возникновение гетероксенности у различных групп споровиков.

ВЫВОДЫ

1. Первичными хозяевами *Cystoisospora*, *Toxoplasma*, *Aggregata*, *Atoxoplasma*, *Schellackia* являются дефинитивные хозяева.

2. Первичными хозяевами *Sarcocystis*, *Karyolysus*, *Haemogregarina*, *Hepatozoon*, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, *Akiba*, *Babesiosoma*, *Theileria*, *Babesia* являются промежуточные хозяева.

3. Гетероксенность у различных групп споровиков возникла в разное время.

Список литературы

Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л., 1947. 371 с.

Крылов М.В. Пироплазмиды (фауна, систематика, эволюция). Л., 1981. 229 с.

Крылов М.В., Добровольский А.А. Макросистема и филогения споровиков // Тр. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 94. С. 62—74.

Крылов М.В., Мыльников А.П. Новые таксоны в типе Sporozoa, Spiromonadomorphina subcl. n. Spiromonadida ordo n. // Паразитология. 1986. Т.20, N 6. С. 425—430.

Мыльников А.П. Ультраструктура и биология некоторых представителей отряда Spiromonadida (Protozoa) // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 7. С. 5—15.

Brugerolle G., Mignot J.P. Observations sur le cycle l'ultrastructure et la position systématique de Spiromonas perforans (Bodo perforans Hollande, 1938), flagellé parasite de Chilomonas paramecium: ses relations avec les Dinoflagelles et Sporozoaires // Protistologica. 1979. T. 1, N 2. P. 183—196.

Foissner W., Foissner I. First record of an ectoparasitic flagellate on ciliates: an ultrasturctural investigation of the morphology and the mode of attachment of Spiromonas gonderi nov. spec.

(Zoomastigophora, Spiromonadidae) invading the pellicle of ciliates of the genus Colpoda (Ciliophora, Colpodidae) // Protistologica. 1984. T. 20, N 4. C. 635—648.

Frenkel J.K., Dubey J.P., Miller N. L. Toxoplasma gondii: A coccidia of cats, with a wide range of mammalian and avian intremediate hosts // Proc. Second Intern. Cong. Parasitol. Washington, 1970a. Vol. 56, N 4. P. 107.

Frenkel J.K., Dubey J.P., Miller N.L. Toxopasma gondii in Cats: Fecal Stages Indentified as Coccidian Oocysts // Science. 1970b.Vol. 167, N 3919. P. 893—896.

Heydorn A.O., Rommel M. Beiträge zum Lebenszyklus der Sarkosporidien. 2. Hund und Katze als Überträger der Sarkosporidien des Rindes // Berl. Münch. Tierärztl. Wochenschr. 1972. Bd 85, N 7. S. 121—123.

Hutchison W.M., Dunachie J.E., Siim J. Chr., Work K. Coccidianlike nature of Toxoplasma gondii // Brit. Med. J. 1970. N 5689. P. 142—144.

Levine N.D. The protozoan phylum Apicomplexa. Florida: CRC Press, 1988. 351 p.

Lotze J. C., Shalkop W.T., Leek R.G., Behin R. Coccidial schizonts in mesenteric lymph nodes of sheep and goats // J. Parasitol. 1964. Vol. 50. P. 205—208.

Mehlhorn H. Parasitology in focus. Springer-Verlag, 1988. P. 18.

Menlhorn H., Schein E. The Piroplasms: life cycle and sexual stages // Advanc. parasitol. 1984. Vol. 23. P. 38—97.

Mehlhorn H., Schein E. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Entwicklungssta dien von Theileria parva (Theiler, 1904) im Darm der Übertragerzecke Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844) // Tropenmed. Parasitol. 1976. Bd 27. S. 182—191.

Mehlhorn H., Weber G., Schein E., Buschner G. Elektronenmikroskopische Untersuchung an Entwicklungsstadien von Theileria annulata (Dschunkovsky, Luhs, 1904) im Darm und in der Hämolymphe von Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844) // Z. Parasitenk. 1975. Bd 48. S. 137—150.

Paterson W.B., Desser S.S. The polar ring complex in ookinetes of Leucocytozoon simondi (Apicomplexa: Haemosporidia) and evidence for a conoid in haemospori dian ookinetes // Europ. J.Protistol. 1989. Vol. 25.

Perkins F.O. Zoospores of the oyster pathogen Dermocystidium marinum. 1. Fine structure of the conoid and other sporozoanlike organelles // J.Parasitol. 1976. Vol. 62. P. 959—974.

Reichenow E. Der Entwicklungsgang der Hämococcidien Karyolysus and Schellakia n.g. п.sp. Berlin: Sitzungsber. Ges. Naturfr.Freunde, 1919. S. 440—447.

Schein E. On the cycle of Theileria annulata (Dschunkowsky, Luhs, 1904) in the midgut and hemolymph of Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844) // Z. Parasitenk. 1975. Bd 47, N 2. S. 165—167.

Schein E., Büscher G., Friedhoff K. Lichtmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung von Theileria annulata (Dschunkowsky, Luhs, 1904) in Hyalomma anatolicum excavatum (Koch, 1844) // Z. Parasitenk. 1975. Bd 48, N 2. S. 123—136.

Siim J. Chr., Hutchison W.M., Work K. Transmission of Toxoplasma gondii. Futher studies on the morphology of the cysts from in cat faeces // Acta Pathol. Microbiol. Scand. 1969. Vol. 77, N 4. P. 756—757.

Vivier E. Reflexions et suggestions a propos de la systématique des Sporozoaires: Création d'une classe des Hematozoa // Protistologica, 1982. T.18. P. 449—457.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 26.02.1992

THE ORIGIN OF HETEROXENY IN SPOROZOA

M.V.Krylov

Key words: Sporozoa, system, origin, heteroxeny

SUMMARY

Hypothesis on the origin of Sporozoa from Spiromonadida ancestors is discussed on the basis of the data on their ultrastructure. The phylum Sporozoa comprises three large distinct groups of organisms as follows: Perkinsemorpha, Gregarinomorpha and Coccidiomorpha. Advanced Coccidiomorpha have not descended directly from Gregarinomorpha. Gregarinomorpha and Coccidiomorpha have commom ancestors, Protospiromonadida. Heteroxeny is quite common among Coccidiomorpha. The formation of heteroxeny in Coccidiomorpha proceeded in different ways and at different time in different groups. *Cystoisospora, Toxoplasma, Aggregata, Atoxoplasma, Schellackia* have primary definitive hosts while *Sarcocystis, Karyolysus, Haemogregarina, Hepatozoon, Plasmodium, Haemaproteus, Leucocytozoon, Akiba, Babesiosoma, Theileria, Babesia* have primary intermediate hosts.